

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



DENSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS DE *Zanthoxylum fagara* (L) sarg. EN MÉXICO Y *Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook.f. & Arn. EN ARGENTINA: INFLUENCIA DE PLANTAS NODRIZA Y SUS SÍNDROMES DE DISPERSIÓN

POR

RENATA AIDE VALDES ALAMEDA

**COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO
DE MAESTRÍA EN CIENCIAS FORESTALES**

MAYO, 2019

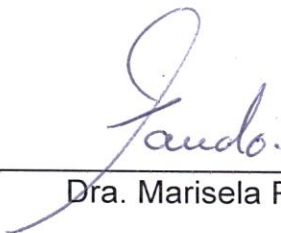
Densidad y distribución de semillas y plántulas de *Zanthoxylum fagara* (L)
sarg. en México y *Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook.f. & Arn. en
Argentina: influencia de plantas nodriza y sus síndromes de dispersión.

Aprobación de Tesis



Dr. Enrique Jurado Ybarra

Director



Dra. Marisela Pando Moreno

Asesor



Dr. Andres Eduardo Estrada Castillon

Asesor



Dr. Joel David Flores Rivas

Asesor externo

Mayo, 2019

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme la oportunidad de participar como becario para la realización de esta tesis en el proyecto: Germinación, facilitación y competencia entre plántulas del noreste de México bajo cambio climático inducido y su relación con la filogenia (Convocatoria CB2015, Proyecto 0255453), cuyo responsable técnico del proyecto es el Dr. Enrique Jurado Ybarra. Además de otorgarme una beca que me permitió hacer lo que más me gusta.

A todo el personal de la Facultad de Ciencias Forestales que de manera directa o indirecta facilitaron la realización de este trabajo y por ello fue posible cumplir una meta más.

Al Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-Universidad Nacional de Córdoba), Argentina, por permitirme realizar una estancia en su universidad y prestarme sus instalaciones.

Al Dr. Enrique Jurado, por la dirección de ese trabajo, pero principalmente por su apoyo, confianza, amistad y por enseñarme a aparentar que sé algo cada vez que aprendo que sé muy poco. Mi agradecimiento también por su comprensión, orientación y, sobre todo, paciencia para dar respuesta a mis preguntas (que nunca terminan) en todo momento. Además de ser una parte importante en mi formación profesional.

A la Dra. Marisela Pando por sus valiosos comentarios y detalladas observaciones que complementaron ésta tesis.

Al Dr. Eduardo Estrada por sus observaciones y ayuda para la identificación de plantas.

Al Dr. Joel Flores, quien aportó interesantes comentarios y valiosas observaciones, además de orientación y tips para ir a Córdoba.

Al Dr. Diego Gurvich, quien amablemente me recibió en Córdoba, por su hospitalidad, por su ayuda para sacar adelante el trabajo de campo y por compartir su conocimiento conmigo, además de facilitar todo el proceso.

A mi mamá por todo su apoyo y esfuerzo, por enseñarme a nunca rendirme y a mi familia por siempre consentirme.

A Juan Ángel, Jop y Jare por su ayuda en el proceso de la toma de datos. Además, por su muy valiosa amistad, cariño y apoyo moral, que en su momento cada uno me aportó. Gracias por escucharme cuando lo necesitaba y debatir conmigo cada tema que me pasó por la mente, por compartir tan agradables momentos.

A las personas cuyos nombres o momentos no se mencionan aquí pero que fueron igual de importantes en mi crecimiento personal y profesional.



ÍNDICE

RESUMEN.....
ABSTRACT.....
INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES	3
Los bancos de semillas.....	3
Interacciones nodrizas – protegida.	4
Síndromes de dispersión	6
Influencia de los dispersores en la composición de la vegetación.....	6
JUSTIFICACIÓN	9
HIPÓTESIS	10
OBJETIVOS.....	10
Objetivo general:.....	10
Objetivos específicos:	10
MATERIAL Y MÉTODOS.....	11
Área de estudio – Matorral espinoso tamaulipeco.....	11
Clima.	12
Matorral espinoso tamaulipeco y <i>Zanthoxylum fagara</i> (colima).	12
Área de estudio – Bosque chaqueño.	14
Clima	15
El bosque chaqueño y <i>Zanthoxylum coco</i> (coco).	15
Métodos.....	18
Análisis	21
RESULTADOS.....	22
DISCUSIÓN.....	29
CONCLUSIONES.....	32
REFERENCIAS.....	33

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1.- Diagrama de ubicación de los remanentes y parcelas de muestreo.	11
Figura 2.- colima (a) semilla, (b) flor y (c) planta adulta.	14
Figura 3.- Mapa de ubicación de los fragmentos y parcelas de muestreo.	15
Figura 4.- <i>Z. coco</i> . (a y c) planta adulta y (b) semillas.	19
Figura 5.- Semillas de <i>Z. coco</i>	19
Figura 6.- Muestras de semilla de colima	19
Figura 7.- Plántula de coco en campo y vista de un fragmento muestreado de bosque chaqueño.	21
Figura 8.- Plántula de colima en campo y vista de un fragmento muestreado de matorral.....	21
Tabla 1.- Número de semillas encontradas por especie, condición y número de muestras.	23
Figura 9.- Densidad media de semillas (semillas/m ²) en cada condición evaluada (las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).	24
Figura 10.- Densidad de semillas que se establecieron en el borde (de 0 a 5 m) y dentro de los remanentes (de 35 - 40 m). (Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).....	25
Figura 11.- Densidad de plántulas de colima que se establecieron en el borde (de 0 a 5 m) y dentro de los remanentes (de 35 - 40 m). (Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).	26
Figura 12.- Densidad de plantas de coco que se establecieron en el borde (de 0 a 5 m) y dentro de los remanentes (de 35 - 40 m). Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$	26
Tabla 2.- Agrupación de especies. Los síndromes de dispersión fueron tomados de Jurado <i>et al.</i> , (2001). Las especies que aparecen en la tabla fueron las encontradas como nodrizas en campo.	27
Tabla 3.- Agrupación de especies. Los síndromes de dispersión fueron tomados de la literatura (Voigt, <i>et al.</i> ,2011; Ponce <i>et al.</i> , 2012; Dellafiore,2016). Las especies que aparecen en la tabla fueron las encontradas como nodrizas en campo.....	27
Figura 13.- Densidad promedio de plántulas establecidas bajo las copas de cada grupo de especie (las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).	28
Figura 14.- Densidad promedio de plántulas establecidas bajo las copas de cada grupo de especie (las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).	29
Figura 15.- Densidad de plantas que se establecieron bajo las copas de cada grupo de especies (Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).	28

RESUMEN

La germinación y el establecimiento de plántulas han sido citadas como las fases más vulnerables y dependientes de condiciones ambientales específicas, especialmente de la oferta de microhábitats con disponibilidad de humedad. La dispersión de semillas por animales puede dirigirlas a sitios con mejores condiciones para germinación y crecimiento donde se concentran los nutrientes y la humedad. Cuando estos sitios son bajo otra planta se generan interacciones nodriza - protegida. En este estudio se trabajó con *Zanthoxylum fagara* (colima) en Norteamérica y *Zanthoxylum coco* (coco) en Sudamérica. Se analizaron la distribución y densidad de semillas y plántulas a través de fragmentos de vegetación y bajo las copas de otras especies. La densidad de semillas de *Z. fagara* es similar a través del fragmento mientras que la densidad de plántulas es mayor en el borde y bajo especies con dispersión zoocora. Para *Z. coco* no se encontraron diferencias en la distribución de semillas y plántulas a través de los fragmentos, tampoco se encontró un grupo de especies o una especie bajo la que se establece con mayor densidad. Este trabajo contribuye con información acerca de la influencia de potenciales dispersores en el establecimiento las especies en áreas perturbadas, lo cual permitiría elaborar mejores planes de manejo para mantener la diversidad y estructura en las comunidades vegetales. Con un mayor número de investigaciones en la línea del presente estudio sobre dispersores y su comportamiento en estas áreas, existirá información útil para determinar acciones de restauración o manejo.

ABSTRACT

Germination and establishment of seedlings have been cited as the most vulnerable and dependent phases of specific environmental conditions, especially the offer of microhabitats with moisture availability. The dispersion by animals can direct seeds to microhabitats where the nutrients are concentrated, and the water resources are more abundant or are used more efficiently where the nurse – protégé interactions are present. In this study we worked with *Zanthoxylum fagara* (colima) in North America and *Zanthoxylum coco* (coco) in South America. The distribution and density of seeds and seedlings were analyzed through fragments of vegetation and under the canopies of other species. The seed density of *Z. fagara* is similar throughout the fragment while the seedling density is higher at the edge and under species with animal dispersion. For *Z. coco*, no differences were found in the distribution of seeds and seedlings through the fragments, neither between species. This work contributes with information about the influence of potential dispersers in the establishment of species in disturbed areas, which would allow to elaborate better management plans to maintain diversity and structure in plant communities. With a greater number of investigations in the line of the present study on dispersers and their behavior in these areas, there will be useful information to determine restoration or management actions.

INTRODUCCIÓN

Todas las semillas viables presentes en el suelo, sobre éste o asociadas a la hojarasca y la materia orgánica constituyen el banco de semillas del suelo (Leck *et al.*, 1989). Las variaciones son el resultado del aporte de nuevas semillas por la lluvia de semillas (dispersión local) y por la llegada de diásporas de otras zonas (dispersión a larga distancia) y las pérdidas, por la germinación, procesos de redispersión y por depredación, parasitismo y pérdida de viabilidad (Viñales, 2002). Las semillas que constituyen los bancos de semillas forman una población con "memoria" de las condiciones selectivas que predominaron en el pasado, así como las condiciones ambientales más recientes (Baker, 1989). Lo anterior juega un papel importante en la ecología y evolución, conectando el pasado, presente y futuro de la población vegetal y estructura y dinámica de la comunidad (Thompson y Grime, 1979; Leck *et al.*, 1989; Leck, 2012; Fenner, 2012; Ooi, 2012).

Se ha observado que la composición y abundancia de los bancos de semillas varían tanto espacial como temporalmente (Caballero *et al.*, 2005) y están relacionadas con los diferentes microhábitats que se encuentran en un tipo de vegetación en particular (Sternberg y Bar, 2004). Así, el número de semillas que se encuentra en depresiones naturales del suelo, bajo árboles y arbustos altos es en general mayor que en áreas abiertas (Marone *et al.*, 2004; Cano *et al.*, 2012).

La dispersión de semillas es el último paso en el ciclo reproductivo de las plantas, pero también es el punto de partida en los procesos de renovación de población y reclutamiento (Herrera *et al.*, 1994). Los procesos de dispersión de semillas son una fase intermedia entre las etapas de adultos y plántulas y, por lo tanto, un puente demográfico clave (Harper, 1977).

Para el reclutamiento de nuevos individuos, se citan a las fases de germinación y establecimiento de plántulas como las más vulnerables y dependientes de

condiciones ambientales específicas, especialmente de la oferta de microhábitats con disponibilidad de humedad (Watson *et al.*, 1997; Marañón *et al.*, 2004; Daniels y Veblen, 2004). Entonces, se espera que la dispersión de las semillas mediada por animales dirija a estas a sitios seguros donde tengan más probabilidades de establecer una plántula (Harper, 1977) estos sitios por lo regular son donde se concentran los nutrientes y los recursos hídricos son más abundantes o se usan de manera más eficiente (Davidson y Morton, 1984). Algunos ejemplos de ello se encuentran en los cactus (Godínez y Valiente, 1998; Godínez *et al.* 2002) coníferas (García *et al.* 2000; García y Obeso, 2003), arbustos (Hulme, 1997; Verdú y García, 2003; Silva *et al.* 2005; Baraza, y Valiente, 2008), y en árboles en sitios fragmentados (Cabral *et al.*, 2003; Herrera y García, 2009;). A las asociaciones de establecimiento de plántulas que se da bajo plantas adultas se le llama interacción nodriza – protegida (Flores y Jurado, 2003). De esta manera, las plantas pueden mejorar directamente características ambientales ásperas a otras plantas alterando características del sustrato o aumentando la disponibilidad de un recurso (Nobel, 1980; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Titus *et al.*, 2002; Pugnaire *et al.*, 2004; Gómez *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2009), e indirectamente eliminando posibles competidores, protegiéndolas de la herbívora o como depósitos de semillas (Werner y Harbeck, 1982), (McAuliffe, 1986; Tewksbury *et al.*, 1999).

Estas interacciones son comunes en diversos ambientes, pero son más frecuentemente reportadas en ecosistemas adversos como los áridos y semiáridos (Flores & Jurado, 2003). Estas comunidades vegetales son afectadas por interacciones positivas, Archer *et al.*, (1988) en un estudio sobre la dinámica de la vegetación hacen hincapié en la importancia de la facilitación para los cambios a gran escala sobre los paisajes.

Dentro de los diferentes niveles en los que se estudia ecología, la mayoría se centran en una sola especie (Holoak *et al.*, 2005; Martínez- Ramos, 1994). La información básica de las especies y como conviven en las comunidades es necesaria para aplicar en el manejo sustentable. Además, el estudio y

comparación de la dinámica de comunidades vegetales ayuda a plantear mejores soluciones para la rehabilitación de los ecosistemas.

Mediante este estudio se analiza la densidad con la que dos especies del genero *Zanthoxylum* se establecen bajo las copas de especies con diferentes tipos de dispersión, así como la distribución de las plántulas dentro y en el borde de los fragmentos de vegetación. Se espera que se establezca con mayor frecuencia bajo plantas con frutos carnosos consumibles para los animales dispersores, ya que estos depositarían las semillas bajo estas especies, por ejemplo, mientras comen otros frutos. También, se espera que se encuentre una mayor densidad de semillas y plántulas de cada especie en el borde de los fragmentos remanentes, debido a que los dispersores pasan más tiempo en este sitio (Flores Guzmán, 2000; Ponce *et al.* 2012; Padilla Rangel, 2013; Díaz Vélez, 2013; Díaz Vélez *et al.*, 2017).

ANTECEDENTES

Los bancos de semillas.

Los bancos de semillas en el suelo se han estudiado en diversos ecosistemas como bosques, selvas, áreas desérticas, pantanos pastizales y matorrales (Grillas *et al.*, 1993; Teketay & Granström, 1995; Ferrandis *et al.*, 1999; Valbuena y Trabaud, 2001; Marquez, *et al.*, 2002; Díaz-Villa *et al.*, 2003; Cardozo y Ríos, 2004; Sternberg y Bar, 2004; Pando-Moreno *et al.*, 2010; Cano-Salgado *et al.*, 2012).

El conteo directo de semillas, es el más ampliamente usado y se basa en el conteo de las semillas en una muestra de suelo, a veces seguido de la extracción por flotación o lavado, filtrado y otros métodos físicos de separación (Roberts, 1981; Simpson *et al.*, 1989; Traba *et al.*, 1998). Este método, determina el número total de las semillas en el suelo y es extremadamente laborioso.

En investigaciones realizadas sobre estudios de bancos de semillas en ecosistemas áridos, por ejemplo, Thompson y Grime (1979); Henderson *et al.* (1988); Pake y Venable (1996); Bigwood e Inouye (1998); y Meisser y Facelli (1999) las tomas de muestras de suelo las realizaron en profundidades que van entre 2.0 a 3.0 cm. Por otro lado, Bullock (1998) cita que las semillas viables son fuertemente concentradas arriba de los 2 a 3 cm de suelo y son las semillas más probablemente reclutadas naturalmente dentro de la comunidad.

Existen diversos objetivos para analizar el banco de semillas, por ejemplo, en el matorral espinoso de la región árida intertropical de Puebla, México, Cano-Salgado *et al.* (2012) compara la densidad de semillas en aéreas abiertas y bajo las copas de los arbustos, encontrando una mayor densidad bajo la vegetación densa. En el 2,000, Castillo realizó un muestreo para determinar el estado de conservación de algunas áreas de matorral espinoso tamaulipeco y en el área usada para referencia se encontraron un total de 41 especies de semillas en el suelo con una densidad promedio de 5,700 semillas/m² y también en el matorral Pando-Moreno *et al.*, (2010) encontraron 30 especies en áreas con cubierta vegetal densa. Por otro lado, en el Chaco argentino, al revisar el efecto de la fragmentación en el banco de semillas, se encontró una mayor cantidad de semillas en el borde de fragmentos de bosque chaqueño (Verga *et al.*, 2018).

Interacciones nodrizas – protegida.

La biología y la utilidad de las plantas nodrizas ha sido investigada en muchos hábitats, incluyendo montañas mediterráneas, hábitats alpinos, desiertos áridos, matorrales semiáridos, sabanas, ecotonos entre tierras agrícolas y pastos, bosques subhúmedos tropicales y pantanos (Bertness y Yeh, 1994; Callaway *et al.*, 1996, Carrillo-García *et al.*, 1999, Castro *et al.*, 2002, Arroyo *et al.*, 2003, Sánchez-Velásquez *et al.*, 2004, Armas y Pugnaire, 2005, Aerts *et al.*, 2006). En 2003, Flores y Jurado encontraron que más de la mitad de la

literatura para interacciones nodriza-protégida se centró en las zonas áridas, con diferentes fuerzas causales potenciales.

En Texas, Franco *et al.*, (1995) determinaron que la densidad bajo *Prosopis glandulosa* de *Celtis pallida*, *Zanthoxylum fagara* y otras plantas leñosas fueron iguales entre las cuatro direcciones cardinales y disminuyó conforme aumentó la distancia desde el tronco de *P. glandulosa*. La densidad de plántulas también aumentó con el aumento del diámetro basal, el radio del dosel y la altura de *P. glandulosa* y disminuyó con el aumento de N total en los 15 cm superiores de suelo.

En Chile, Fuentes *et al.* (1984) encontraron que la mayoría de las especies de arbustos, cuando son pequeñas, están fuertemente asociadas con arbustos más grandes. Los experimentos indicaron que las asociaciones positivas se debieron a la agregación de semillas, la protección de los herbívoros y a la reducción de la desecación.

Zou *et al.*, (2005) Determinó que después de la eliminación del dosel de *P. glandulosa* se redujo el potencial hídrico foliar y el intercambio de CO² en plantas de colima. Anteriormente se encontraron respuestas similares a la remoción del dosel para colima (Barnes y Archer 1999). También Liao *et al.*, (2006) encontraron a esta especie como dominante del sotobosque debajo del dosel de *Prosopis glandulosa* [Torr.] var. *glandulosa*.

Las plantas nodrizas en el matorral denso parecen ejercer una influencia positiva decisiva en la supervivencia de las plántulas en los años secos, por ejemplo, la germinación, la supervivencia de la plántula, su longitud y el número de hojas de algunas especies nativas de matorral fueron más altas bajo el matorral espinoso denso que en aéreas abiertas (García y Jurado 2003; Jurado *et al.*, 2006).

Síndromes de dispersión

Es probable que la selección de síndromes de dispersión difiera según el entorno (Akwood *et al.*, 1993) y estos han sido documentados en una gran variedad de ecosistemas (Ej, Davidson y Morton, 1984; Herrera, 1984; Ortiz-Pulido *et al.* 2000; Drezner *et al.*, 2001; Griz y Machado, 2001; Butler *et al.*, 2007; Moles *et al.*, 2007; Muller *et al.* 2008;). Aun que, en su mayoría, las plantas que tienen vertebrados como dispersores se encuentran en áreas tropicales y templadas (Wheelwright *et al.*, 1984; Foster y Janson, 1985; Willson *et al.*, 1989; Wunderle, 1997; Seidler y Plotkin, 2006;), ya que en ambientes más áridos o abiertos se espera encontrar más plantas con diásporas adaptadas a dispersión asistida por el viento (Gentry, 1982; Howe y Smallwood, 1982; Jurado *et al.*, 1997). Sin embargo, Jurado y Estrada (2001) reportaron que las plantas zoocoras (33 especies) en el matorral espinoso tamaulipeco fueron inusualmente comunes y sugieren que puede deberse a una mayor disponibilidad de humedad que en otros sitios de ambientes áridos y semiáridos.

Influencia de los dispersores en la composición de la vegetación.

Los dispersores pueden influir en la estructura, biodiversidad e incluso en la resiliencia de los ecosistemas (Herrera 1985; Bascompte & Jordano, 2007). Además, como la dispersión depende del comportamiento del dispersor, los patrones que resultan son comúnmente agregados, porque las semillas son depositadas con más probabilidad en algunos sitios que en otros (Schupp *et al.*, 2002; Kwit *et al.*, 2004). Algunos ejemplos se encuentran en una gran variedad de ecosistemas:

En México, estudios en cactáceas han determinado que los murciélagos (principalmente *Leptonycteris curasoae*) son los principales dispersores de *Neobuxbaumia tetetzo*, depositando las semillas bajo árboles y arbustos donde posteriormente germinan, por lo que se considera a los murciélagos como una especie clave en la ecología de este cactus columnar (Godínez y Valiente, 1998; Godínez *et al.*, 2002).

En el mediterráneo, se encontró que las semillas de la conífera *Taxus baccata* (especie en peligro y propensa a la extinción) son depositadas por aves bajo arbustos con frutos carnosos que actúan como focos de dispersión y se probó que aumentan la sobrevivencia protegiendo las plántulas de la herbívora (García *et al.*, 2000; García y Obeso, 2003).

En Jaén, al sureste de España, Herrera *et al.*, (1994) realizaron una evaluación completa (remoción de frutos por aves, lluvia de semillas, depredación de semillas post-dispersión, germinación de semillas y emergencia, supervivencia y establecimiento de plántulas) del establecimiento de *Phillyrea latifolia* en los matorrales, en la cual se determinó que la lluvia de semillas y la emergencia no dependió de la composición de la cubierta de la planta, si no fue consistentemente mayor bajo especies de frutos carnosos. Con la excepción del campo abierto, los niveles de depredación de semillas después de la dispersión fueron similarmente bajos en todos los tipos de microhábitats, dando lugar a la consistencia entre la lluvia de semillas y la emergencia de plántulas a través de microhábitats en el matorral, la consistencia espacial entre la lluvia de la semilla y la emergencia de las plántulas ilustra la influencia directa de los frugívoros aviares en el establecimiento de las plántulas de *P. latifolia*. Depositando la semilla preferentemente debajo de ciertas especies de plantas, los dispersores de semillas virtualmente restringieron la emergencia de plántulas a microhábitats particulares.

La respuesta de los frugívoros a los cambios de uso del suelo es diferente dependiendo de la especie, algunos se ven afectados por la disminución de alimento (Whitcomb *et al.*, 1981; Cordeiro y Howe 2003; Kirika *et al.*, 2008)

mientras que otros pueden persistir en ambientes fragmentados, ser más abundantes por el efecto de borde e incluso dispersar semillas (Strelke y Dickson, 1980; Pejchar *et al.*, 2008; Herrera y García 2009;).

Según Restrepo y Gómez (1998) en el bosque montano neotropical del sudoeste de Colombia los frugívoros fueron más abundantes en el interior del bosque durante los meses secos. Por el contrario, en el bosque de Chaco, en Argentina, frutos carnosos y aves frugívoras predominan en los bordes y esta distribución se le atribuye a las reservas de alimentos (Caziani, 1996; López de Casenave *et al.*, 1998). También, en España, Herrera *et al.*, (1994) determinaron que la lluvia de semillas de *P. latifolia* en un lugar determinado dependía principalmente de su posición en el hábitat y no estaba relacionada con la composición de la vegetación que la cubría, así que la lluvia de semillas fue mayor en los bordes de los bosques, el lugar de alimentación preferido de los dispersores locales más abundantes.

JUSTIFICACIÓN

En los últimos años tanto el matorral espinoso tamaulipeco como el bosque chaqueño han recibido fuertes impactos ecológicos producto de la fragmentación del hábitat, principalmente por la agricultura y ganadería, además de la invasión de especies leñosas, por lo que se ha transformado en una matriz de potreros y cultivos anuales, que retienen cobertura arbórea nativa dispersa en forma de pequeños parches remanentes (Zak y Cabido 2002; Zak *et al.*, 2004; Jiménez *et al.*, 2009; Molina *et al.*, 2013).

Muchos trabajos han reflejado la importancia de que los agentes dispersores depositen las semillas en sitios que propicien la germinación y la sobrevivencia en la etapa de plántula, normalmente bajo plantas nodriza (Godínez & Valiente, 1998; García *et al.*, 2000; Peñuelas y Filella, 2003) y el estudio de bancos de semillas se ha realizado con múltiples objetivos como restauración y la evaluación de los impactos y el estado de los ecosistemas (Ferrandis *et al.*, 1999). La dispersión y las características del banco de semillas de las especies deben tenerse en cuenta en el régimen de gestión de la restauración de una vegetación objetivo. Además, la facilitación aumenta la diversidad y la productividad en muchos sistemas diferentes y juega un papel importante durante la recuperación de la perturbación y la dinámica en las comunidades no perturbadas (Callaway, 1995). Aquí se plantea contribuir al conocimiento de la dinámica poblacional de dos especies del género *Zanthoxylum* con diferente distribución, a través de su formación de banco de semillas y su establecimiento.

HIPÓTESIS

- Las plántulas de *Zanthoxylum fagara* y *Z. coco* se establecerán con mayor densidad bajo las copas de árboles con frutos comestibles para sus dispersores que bajo el resto de las especies de la comunidad.
- Las plántulas de ambas especies se distribuyen con mayor densidad en el borde de los fragmentos de vegetación que al centro de éstos.
- Hay mayor densidad de semillas de ambas especies en el borde de los remanentes de matorral que en el centro de los mismos.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Conocer la distribución de las semillas en el banco de semillas del suelo y determinar si el establecimiento de estas especies está influido por el método de dispersión de sus semillas.

Objetivos específicos:

- Determinar si hay mayor densidad (individuos/m²) de plántulas establecidas bajo especies donde los dispersores depositen sus semillas.
- Identificar las especies que fungen como nodriza para las plántulas de cada especie.
- Determinar la densidad de plántulas creciendo conforme aumenta la distancia al borde de fragmentos de vegetación.
- Conocer la distribución de las semillas de estas especies en el banco de semillas del suelo.

MATERIAL Y MÉTODOS

En este estudio se realizaron muestreos en el Norte y Sur de América. Los datos para colima fueron obtenidos en el Noreste de México, que es la distribución de la especie más al norte del país y fueron colectados en primavera del 2019. Los muestreos para coco fueron realizados en el centro de Argentina, que es la distribución más austral de la especie y se llevaron a cabo en verano del 2019.

Área de estudio – Matorral espinoso tamaulipeco.

La toma de datos para el matorral espinoso tamaulipeco se realizó en dos áreas de vegetación remanente, ubicado en el Municipio de Linares, N. L. en la Facultad de Ciencias Forestales, U.A.N.L., con las coordenadas: 24° 47' 43.00" N 99°32' 29.51"O y una elevación de 379 msnm; Figura 1).

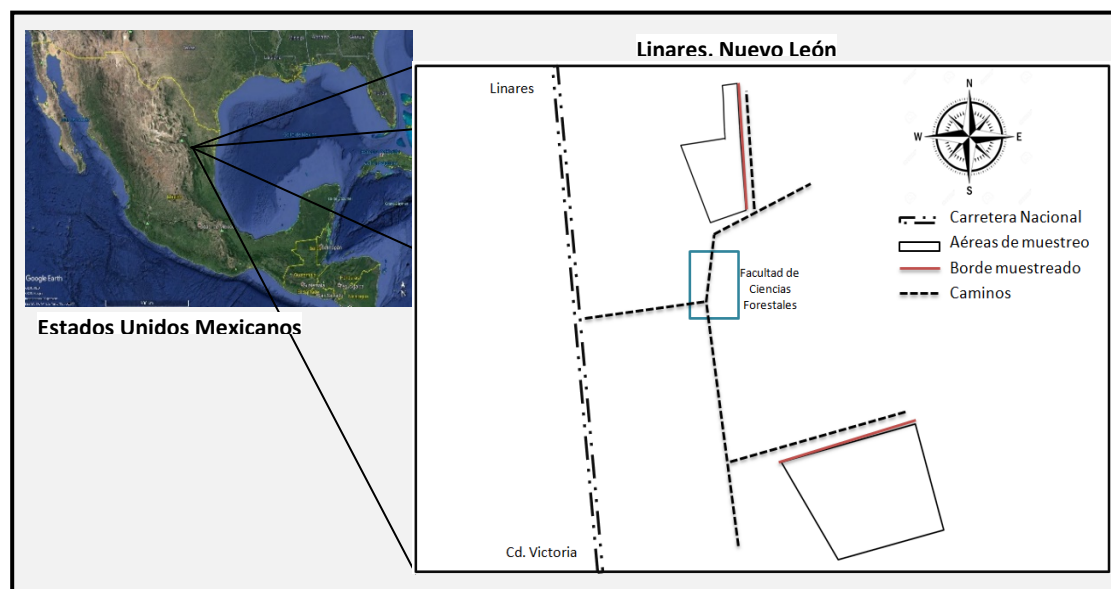


Figura 1.- Diagrama de ubicación de los remanentes y parcelas de muestreo en México.

Clima.

El clima es semicálido subhúmedo. La temperatura media anual es 22.4°C, con temperatura máxima de hasta 44°C y la temperatura mínima extrema de - 11.5°C. Lluvia en verano (abril a noviembre) presenta dos periodos de sequía, uno corto en verano, llamado canícula y otro largo en invierno. Su precipitación promedio es de 749 mm al año (García, 1988).

Matorral espinoso tamaulipeco y *Zanthoxylum fagara* (colima).

El MET se localiza desde Llera de Canales y los límites de la Sierra Azul en Tamaulipas (González, 1985), hasta el Altiplano Edwards (Edwards Plateau) en Texas (Diamond *et al.*, 1987), y de la Sierra Madre Oriental hasta el Golfo de México (Jurado y Reid, 1989). Alrededor de 60 especies leñosas componen el Matorral espinoso tamaulipeco, muchas de ellas de importancia para la producción forestal, además de ser una fuente de forraje para la ganadería (Von Maydel, 1996). Se compone por tres estratos, el estrato inferior, el estrato medio y el estrato superior (Jurado y Reid, 1989). Tiene un promedio de altura de cuatro metros y cerca de la mitad de las especies son espinosas (Reid *et al.*, 1990; Jurado *et al.*, 1998). La mayoría de las especies germinan en otoño y algunas en primavera, coincidiendo con los meses de mayor precipitación pluvial (Flores y Jurado 1998; Jurado *et al.*, 1998; Jurado *et al.*, 2000; García y Jurado 2003; Jurado *et al.*, 2006).

La colima es un arbusto aromático, muy espinoso, siempreverde o un árbol pequeño de hasta 9 m de altura. Tiene hojas alternas, impar-pinnadamente compuestas con cinco a 13 hojuelas en un raquis de alas anchas (hojuelas obovadas u ovaladas, con márgenes dentados). La floración ocurre en invierno - primavera; y las flores son pequeñas, de color verde amarillento (figura 2). El fruto es un folículo marrón oxidado de una sola semilla (Everitt *et al.*, 2002) y la época de fructificación es de octubre a diciembre, a veces extendiéndose hasta

febrero. Algunos años por debajo del 50 % de producción de frutos (Alvarado Vázquez, 2003).

Las hojas (que contienen aproximadamente un 15 por ciento de proteína cruda) y las ramas suaves son una fuente importante de alimento para los venados cola blanca y a menudo se utiliza como sitio de anidación para varias especies de aves passeriformes (Everitt *et al.*, 2002; Alvarado *et al.*, 2012).

Esta especie vegetal se distribuye en el bosque tropical perennifolio, bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, matorral xerófilo, bosque de Quercus, bosque de coníferas y bosque mesófilo de montaña, siendo la especie de distribución más amplia del género *Zanthoxylum* (Puga *et al.*, 2013). En Estados Unidos se encuentra en Texas y Florida (USDA), además se distribuye en México, Guatemala, Costa Rica, Cuba, Rep. Dominicana, Panamá, Ecuador, Colombia, Venezuela, Perú, Bolivia, Brasil, Paraguay y Argentina (Smithsonian Tropical Research Institute). En México ocurre en los estados de Nuevo León, Tamaulipas, Sinaloa, Durango, Chihuahua, San Luis Potosí, Zacatecas, Colima, Puebla, Querétaro, Guanajuato, Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Yucatán, Guerrero, Jalisco, Nayarit y Chiapas (Puga *et al.*, 2013).

En Brasil se documenta que esta especie es dispersada por aves (Pillatt *et al.*, 2010) mientras que, en Ecuador, en las Islas Galápagos se reporta como una especie dispersada por algunos roedores y reptiles como lagartijas (Clark, 1981; Heleno, *et al.*, 2013; Nogales *et al.*, 2017).

Actualmente, para el Matorral Espinoso Tamaulipeco en Linares, no se documenta la distribución en los remanentes de vegetación de posibles dispersores de colima como roedores, pero si para aves frugívoras, encontrando una mayor abundancia de estas en los bordes de fragmentos, concluyendo que la heterogeneidad en la estructura de los bordes influye en la distribución y disponibilidad de recursos alimenticios y que los espacios abiertos y sitios de percha disponibles facilitan el aprovechamiento de esos

recursos (Padilla Rangel, 2013). Aunque, si se reporta una mayor tasa de remoción de semillas en sitios inmersos que en los bordes y sitios aislados y la autora concluye que el efecto borde podría reducir la presencia de la actividad de removedores comunes como pequeños mamíferos e invertebrados (Flores Guzmán, 2000).

En un estudio realizado por Jurado *et al* en el año 1998 se contabilizaron las plántulas de diversas especies que emergieron en parcelas de 1m² bajo el matorral denso y matorral abierto, en el periodo de Julio 1994 – Agosto 1995, colima fue una de las especies con mayor abundancia de plántulas en matorral denso (49 individuos) que en matorral abierto (27 individuos).



Figura 2.- colima (a) semilla, (b) flor y (c) planta adulta.

Área de estudio – Bosque chaqueño.

La toma de datos en el bosque chaqueño se realizó en parcelas colocadas en las faldas de las Sierras Chicas en Córdoba, en el centro de Argentina, donde se ubica parte del llamado distrito chaqueño serrano, con una altitud media de 740 msnm, entre las coordenadas 31°3'39" S 64°12'27" O y 30°52'57 " S 64°13'1" O.

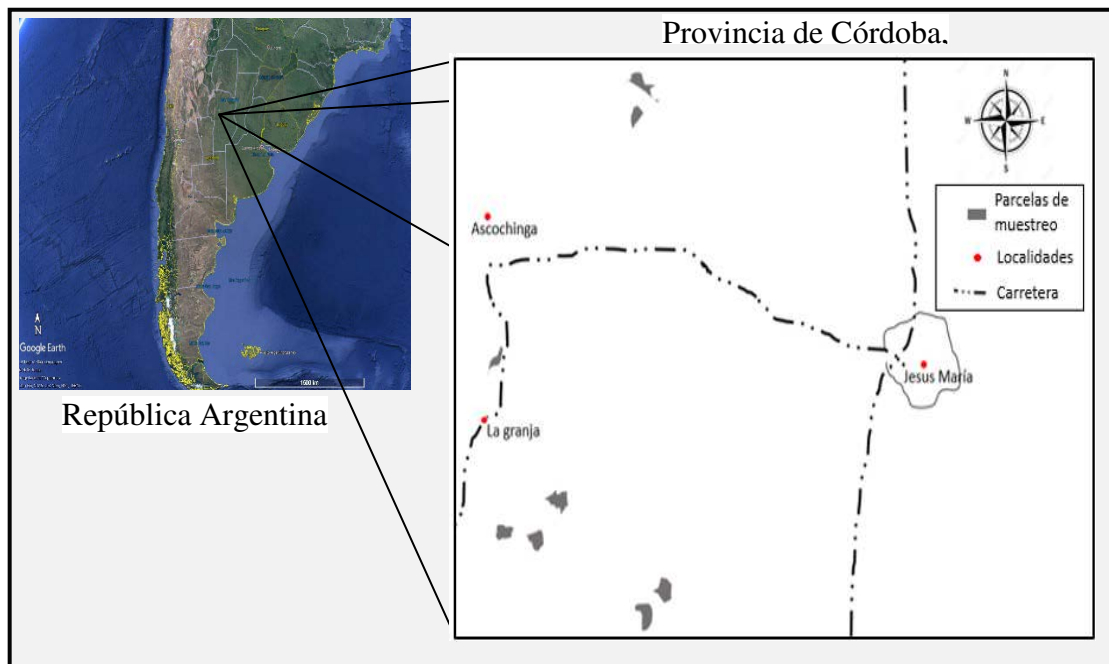


Figura 3.- Mapa de ubicación de los fragmentos y parcelas de muestreo.

Clima

Se presenta un clima semi-húmedo, con tendencia al semi-seco de montaña. La vegetación natural del área es un bosque de montaña seco estacionalmente, conocido como Bosque de Chaco (Luti *et al.*, 1979; Zak & Cabido 2002). El período de máximas precipitaciones se extiende de septiembre a marzo con un promedio anual de 725 mm y la temperatura media anual es de 14 °C (Giorgis *et al.*, 2011).

El bosque chaqueño y *Zanthoxylum coco* (coco).

La región del gran chaco abarca 1,200,000 km² aproximadamente (desde las faldas de las Sierras Pampeanas y Subandinas, al sur de Bolivia hasta el centro-norte de Argentina) y la vegetación se compone por un mosaico de bosques, bosques xerofíticos, matorrales, sabanas y pastizales (Bucher y Saravia Toledo, 2001). El gran chaco comprende una de las pocas áreas del mundo donde la transición entre los trópicos y el cinturón templado no ocurre en forma de desierto, sino como bosques semiáridos y bosques (Prado, 1993).

Esta región es uno de los ecosistemas montanos más importantes de Sudamérica, ya que provee importantes servicios ambientales como la producción de forraje y belleza paisajística que se traducen a beneficios económicos directos (a través de la ganadería y el turismo), siendo la provisión de agua el servicio más valorado, ya que aquí se encuentran algunas de las cuencas de los principales ríos que abastecen al menos al 80% de la población de la provincia de Córdoba (Giorgis *et al.*, 2011). Además, un 13.5% de su flora corresponde a taxones endémicos del centro de Argentina (Giorgis *et al.*, 2011).

El área de estudio pertenece a una parte del gran chaco denominada distrito de chaco serrano y de acuerdo con Luti *et al.* (1979), quien dividió el distrito de chaco serrano en cinturones altitudinales, el cinturón de bosques xerofíticos de montaña ocupa la parte inferior del gradiente (entre los 500 y 1,300 m.s.n.m) y predominan especies leñosas de hojas perennes y caducas en general de tamaño reducido, lo dominan las especies *Schinopsis marginata* y *Lithraea molleoides* (molle de beber), además del coco (*Zanthoxylum coco*) y el orcoquebracho (*Schinopsis hankeana*), alternándose con duraznos de las sierras (*Kageneckia lanceolata*) y manzanos del campo (*Ruprechtia apetala*), entre otros. El sotobosque se compone principalmente de *Acacia cavens*, mientras que el estrato herbáceo está representado por las bromeliáceas *Dyckia floribunda* y *Deuterocohnia longipetala* (Medina *et al.*, 2008; Zeballos, *et al.*, 2014a; Zeballos, *et al.*, 2014b; Giorgis, *et al.*, 2017; Cabido, 1994; Cabido *et al.*, 2010). Algunos grupos de pobladores utilizan estas especies con una gran diversidad de fines como plantas ornamentales, medicinales, aromáticas, forrajeras, etc. (Arias Toledo *et al.*, 2007; Toledo & Trillo, 2018).

El coco o cocucho (*Zanthoxylum coco*) es un árbol mediano de 4-10 m de altura, es una especie orófila, heliófila y pionera, frecuente en el Chaco serrano y Yungas, se distribuye hasta los 1,300 m.s.n.m. Alcanza rápidamente porte arbóreo, pero no es muy longevo. Desarrolla una copa globosa, es caducifolio, con tallos grises armados con pequeñas espinas cónicas de color grisáceo

mientras que las ramas jóvenes tienen rectas espinas de color marrón claro (Oggero, 2016). Las hojas son pinnaticompuestas, alternas, color verde oscuro. Hay ejemplares monoicos o dioicos. Las flores son imperfectas, blanco verdosas, de aproximadamente 5 mm de diámetro y aparecen de agosto a mayo. Los frutos son folículos dehiscentes, pequeños, de unos 5-7 mm de diámetro, de superficie rugosa, morados a la madurez, agrupados en racimos pendulares y al abrirse dejan ver una semilla negra y lustrosa, de textura aceitosa al tacto (figura 4). Fructifica de octubre a marzo (Sistema de Información de Biodiversidad de Argentina).

Se distribuye en Argentina (Catamarca, Córdoba, Jujuy, La Rioja, Salta, San Luis, Tucumán), Bolivia y Paraguay (Instituto De Botánica Darwinion). Los recolectores de hongos buscan bajo *Z. coco* un hongo comestible nativo y muy apreciado, *Phlebopus bruchii* (Speg.) (Deschamps y Moreno, 1999). Este hongo fue recolectado y consumido por los indígenas en el pasado y hoy en día se vende seco en rebanadas por los habitantes de las aldeas en algunos mercados de algunas ciudades (Nouhra *et al.*, 2008). Aunque no se demuestra que forme una asociación de ectomicorriza con dicho hongo (Nouhra *et al.*, 2008).

Esta especie es consumida y dispersada por algunas especies de aves como *Elaenia parvirostris*, *Pitangus sulphuratus*, *Saltator aurantiirostris* (Ponce *et al.* 2012; Díaz Vélez, 2013), al igual que otras especies de plantas que coexisten en el hábitat como *Celtis ehrenbergiana*, *Condalia spp.*, *Lithraea molleoides*, *Schinus fasciculatus*, entre otras, además se reporta que germina mejor al pasar por el tracto digestivo de las aves (Díaz Vélez *et al.*, 2017). También se reporta que los frutos de *Z. coco* son más rápidamente removidos (un 47 %) en sitios de vegetación continua que en pequeños fragmentos (Ponce *et al.*, 2012).



Figura 4.- *Z. coco*. (a y c) planta adulta y (b) semillas.

Métodos

Para determinar la densidad de semillas se colectaron 10 muestras de suelo de 20 x 20 cm y 3 cm de profundidad, con 20 m de separación entre cada muestra, a 40 m del borde de cada remanente de vegetación y 10 muestras al borde del mismo, obteniendo un total de 20 muestras del borde y 20 del centro. Para el conteo de semillas se utilizó el método de tamizado, pasando las muestras de suelo por un tamiz de 6.3 mm para hacer la muestra pequeña eliminando elementos grandes, posteriormente se usaron tamices de 2 y 1 mm y se extrajeron e identificaron todas las semillas de la muestra. Como el número de semillas viables estará en función de todas las semillas (sean viables o no) que se encuentren en el suelo, en este trabajo tomamos por “banco de semillas” el total de estas sin considerar la viabilidad. La identificación se llevó a cabo mediante el uso de un banco de semillas de referencia (en México se utilizó el banco de la Facultad de Ciencias Forestales, U.A.N.L. mientras que en Argentina se realizó en el Instituto Multidisciplinario

de Biología Vegetal, U. N. C.). También fueron utilizados frutos y semillas colectadas directamente de las plantas en las áreas de estudio. La colecta de las semillas en México se realizó en los meses de junio y julio del 2018, mientras que en Argentina se realizó en diciembre 2018 y enero 2019, las colectas quedaron sujetas a la disponibilidad de semillas durante los recorridos.



Figura 5-. Semillas de *Z. coco*.



Figura 6.- Muestras de semilla de colima

Para los muestreos de plántulas se establecieron 8 parcelas de 30 x 40 en fragmentos tanto de matorral como de bosque chaqueño, en dichas parcelas se realizó el conteo de plántulas. Para determinar la densidad de plántulas en un gradiente de distancia del borde del matorral al centro de este, cada parcela fue dividida en rangos de 5m hasta los 40m de largo.

Se anotaron las siguientes variables:

- Número de plántulas (8 a 25 cm de altura).
- Identificación de la especie bajo la que se encuentra la plántula.
- Diámetro (m) de copa de la planta nodriza (N-S y E-O).
- Distancia de la plántula al borde del área de matorral.

El tipo de dispersión de cada especie se determinó mediante la literatura.



Figura 7.- Plántula de coco en campo y vista de un fragmento muestreado de bosque chaqueño.



Figura 8.- Plántula de colima en campo y vista de un fragmento muestreado de matorral.

Análisis

Mediante el promedio de los diámetros de copa se determinó el área de copa de cada planta con la ecuación: $\frac{\pi}{4} * d^2$ para posteriormente calcular la densidad de plántulas bajo cada especie: $\frac{Individuos}{\text{Área}}$.

Para determinar si hay diferencias entre especies con distintos métodos de dispersión se agruparon en las siguientes categorías: 1) Plantas con frutos consumidos por aves y 2) Plantas con otros tipos de dispersión (agrupando plantas anemócoras, autocoras y sin características de dispersión aparentes).

Los datos fueron analizados en SPSS. Se revisó la distribución de los datos y posteriormente se realizaron pruebas no paramétricas de U de Mann-Whitney y H de Kruskal – Wallis, además de las pruebas paramétricas t de Student y Análisis de varianza.

RESULTADOS

Se identificaron 1,492 semillas en total de 14 especies leñosas (Tabla 1). Dos de estas especies se encontraron únicamente en el borde mientras que el resto se localizaron en ambos sitios. Se encontraron un total de 698 semillas de colima, 233 de éstas en el borde y 465 en el centro del matorral.

Tabla 1.- Número de semillas encontradas por especie, condición y número de muestras.

Especie	Nombre común	Número de muestras (número de semillas) en Centro	Número de Muestras (número de semillas) en Borde
<i>Vachellia farnesiana</i> (L.) Willd	Huizache	1 (1)	5 (8)
<i>Vachellia rigidula</i> Benth.	Chaparro prieto	7 (21)	4 (6)
<i>Celtis laevigata</i> Willd.	Palo blanco	3 (8)	3 (5)
<i>Celtis pallida</i> Torr	Granjeno	12 (43)	12 (66)
<i>Condalia hookeri</i> M.C. Johnst.	Brasil	8 (371)	7 (123)
<i>Cordia boissieri</i> A. DC	Anacahuita	8 (38)	4 (9)
<i>Diospyros palmeri</i> Scheele	Chapote blanco	1 (9)	1 (3)
<i>Diospyros texana</i> Scheele	Chapote prieto	7 (24)	3 (11)
<i>Ehretia anacua</i> (Terán & Berland.) I.M.Johnst. 1924	Anacua	2 (4)	1 (2)
<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Brit. & Rose	Tenaza	7 (30)	3 (3)
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc.	Coyotillo	0 (0)	1 (4)
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit,	Leucaena	0 (0)	3 (3)
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M.C.Johnst.	Mezquite	1 (1)	1 (1)
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	colima	18 (465)	17 (233)
Total	14	1015 semillas	467 semillas

La densidad promedio de semillas de colima en el borde fue de 343 semillas/m² y en el centro de 646 semillas/m², sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticas ($U = 130.000$, $P = 0.446$; Figura 9).

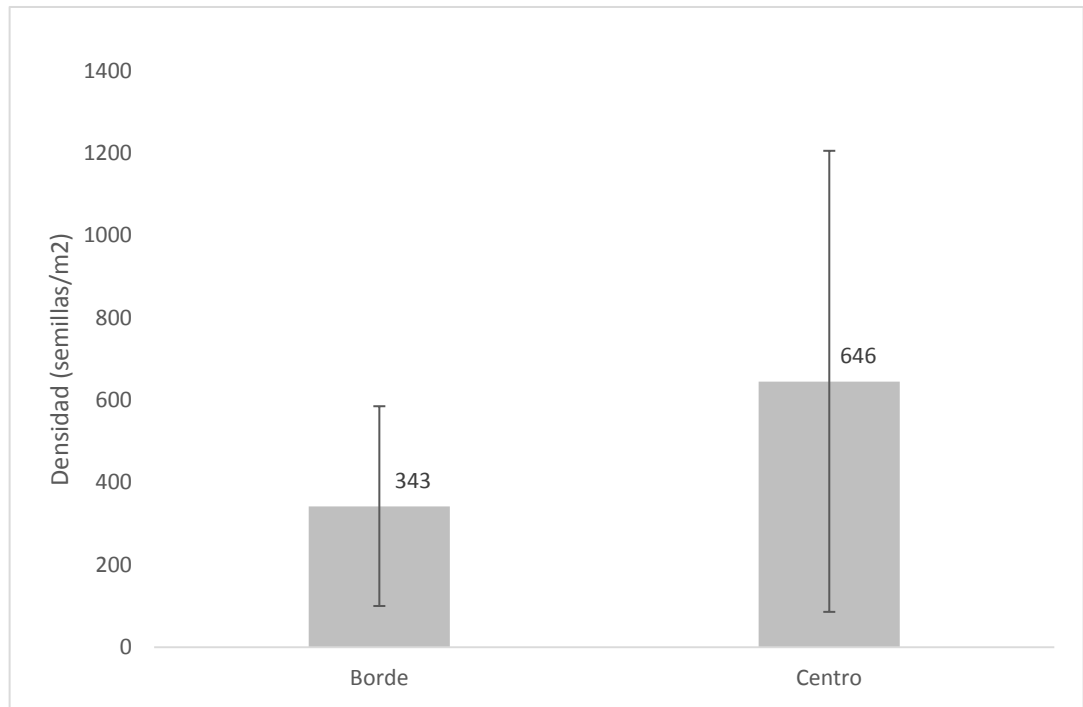


Figura 9.- Densidad media de semillas (semillas/m²) en cada condición evaluada (las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).

En el bosque chaqueño se encontraron 287 semillas de coco en el suelo, 116 de éstas en el borde y 171 en el centro de los fragmentos. Se identificaron semillas de leñosas del género *Celtis*, *Condalia* y *Acacia*, además se encontraron semillas de algunas herbáceas.

La densidad promedio de semillas en el borde fue de 290 semillas/m² y 119 semillas /m² en el centro y no se encontraron diferencias significativas ($U= 36.500$, $P = 0.116$; figura 10).

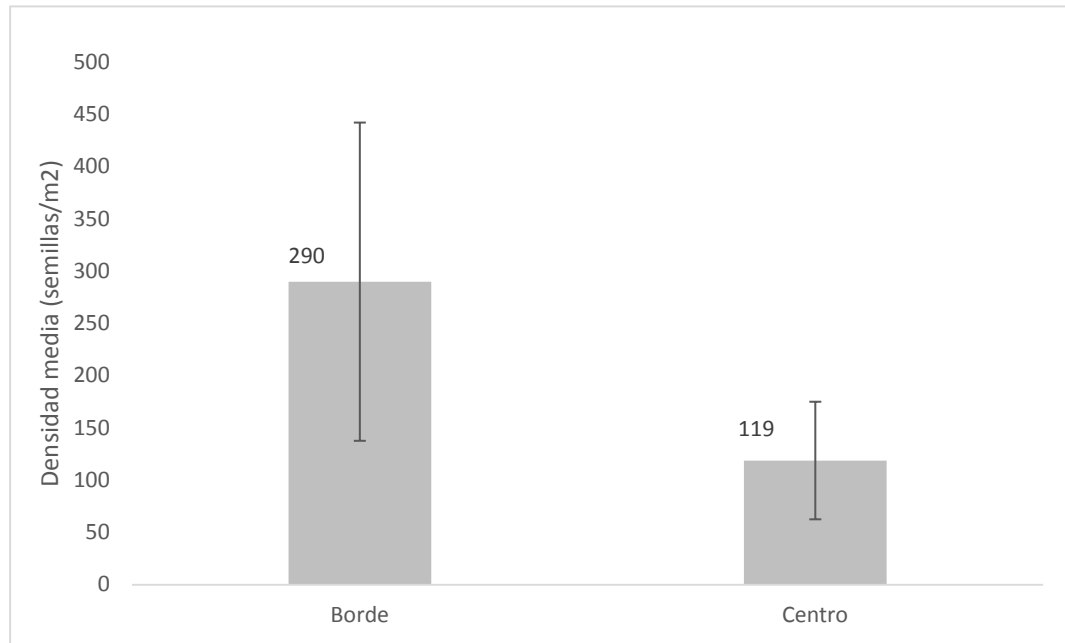


Figura 10.- Densidad de semillas que se establecieron en el borde (de 0 a 5 m) y dentro de los remanentes (de 35 - 40 m). (Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).

Se encontró una mayor densidad de plántulas en el borde del matorral que dentro del mismo ($t = 3.4$, $g.l = 9.8$, $P = 0.007$; Figura 11). Mientras que, para coco, la densidad de plantas es similar en el borde (0.16 plantas/m^2) y centro (0.13 plantas/m^2) de los fragmentos ($U = 22$, $Z = -1.20$, $P = 0.22$; figura 12).

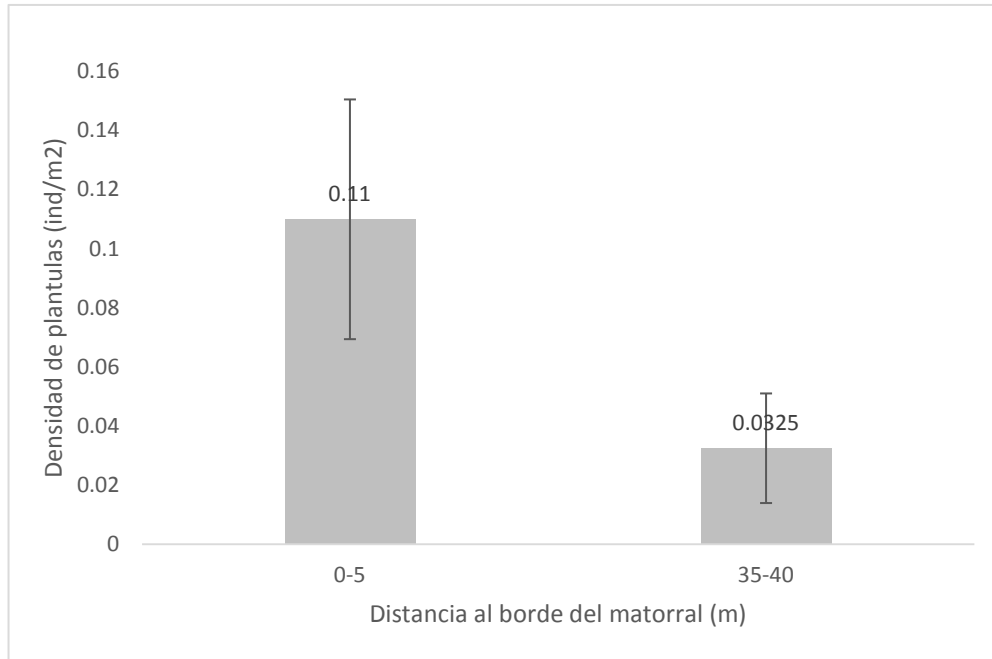


Figura 11.- Densidad de plántulas de colima que se establecieron en el borde (de 0 a 5 m) y dentro de los remanentes (de 35 - 40 m). (Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).

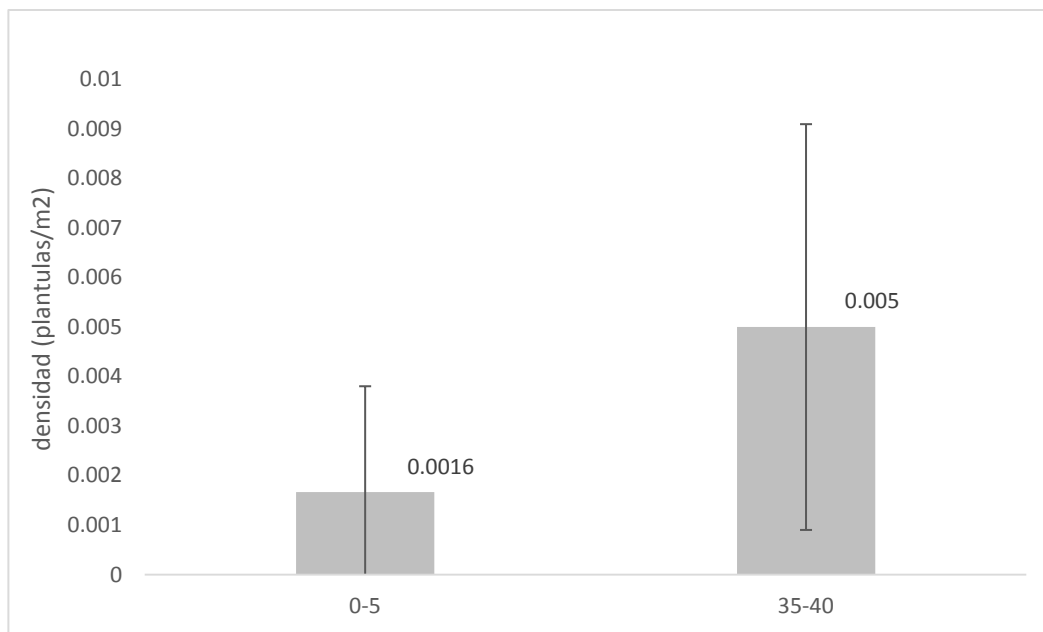


Figura 12.- Densidad de plantas de coco que se establecieron en el borde (de 0 a 5 m) y dentro de los remanentes (de 35 - 40 m). Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$.

Las plantas del matorral bajo las que se encontraron plantas de colima se agruparon de la siguiente manera:

Tabla 2.- Agrupación de especies. Los síndromes de dispersión fueron tomados de Jurado *et al.*, (2001). Las especies que aparecen en la tabla fueron las encontradas como nodrizas en campo.

Plantas con frutos consumidos por aves	Plantas con otro tipo de dispersión (agrupando plantas anemócoras, autocoras y sin características de dispersión aparentes)
<i>Amyris madrensis</i> Wats.	<i>Acacia berlandieri</i> Benth.
<i>Castela erecta</i> Turp ssp. texana (T. & G.) Cronq.	<i>Vachellia farnesiana</i> (L.) Willd
<i>Celtis laevigata</i> Willd.	<i>Vachellia rigidula</i> Benth.
<i>Celtis pallida</i> Torr	<i>Vachellia schaffneri</i> (Wats.) Herm.
<i>Condalia hookeri</i> M.C. Johnst.	<i>Vachellia wrightii</i> Benth.
<i>Cordia boissieri</i> A. DC	<i>Cercidium macrum</i> I.M. Johnst.
<i>Diospyros palmeri</i> Scheele	<i>Eysenhardtia polystachya</i> Scheele
<i>Diospyros texana</i> Scheele	<i>Gochnatia hypoleuca</i> DC.
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Brit. & Rose
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc.	<i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth.
<i>Randia rhagocarpa</i> H.B.K.	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit.
<i>Sideroxylon celastrium</i> (Kunth) Penn.	<i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I.M. Johnst.
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M.C. Johnst.

Las plantas identificadas bajo las cuales se encontraron plantas de coco fueron agrupadas de la siguiente manera:

Tabla 3.- Agrupación de especies. Los síndromes de dispersión fueron tomados de la literatura (Voigt, *et al.*, 2011; Dellafiore, 2016). Las especies que aparecen en la tabla fueron las encontradas como nodrizas en campo.

Plantas con frutos consumidos por aves	Plantas con otro tipo de dispersión (agrupando plantas anemócoras, autocoras y sin características de dispersión aparentes)
<i>Celtis ehrenbergiana</i> Gillies ex Planch.	<i>Acacia aroma</i> Hook. & Arn.
<i>Condalia buxifolia</i> Reissek 1861	<i>Aspidosperma quebracho blanco</i> Schltr.
<i>Geofrea decorticans</i> (Gill. ex Hook. & Arn.) Burkart 1949	<i>Prosopis</i> spp.
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	<i>Acacia praecox</i> Griseb.
<i>Lycium cestroides</i>	
<i>Melia azedarach</i> L.	
<i>Zanthoxylum coco</i> Gillies ex Hook.f. & Arn.	
<i>Croton</i> spp.	

Se encontraron en total 625 plántulas de colima bajo 108 individuos de 28 especies. De éstas, 15 especies tienen como potenciales dispersores a las aves y 13 tienen otras vías de dispersión. La densidad fue mayor bajo las copas de los árboles dispersados por aves que bajo las copas de otras especies ($U = 1046.00$, $Z = -2.07$, $P = 0.03$), con un promedio de 1.10 ind/m^2 contra 0.41 ind/m^2 (figura 13). Dentro de este grupo de especies, no se encontró una especie nodriza en particular bajo la que haya más plántulas de colima ($H = 18.78$, $P = 0.17$; Figura 14).

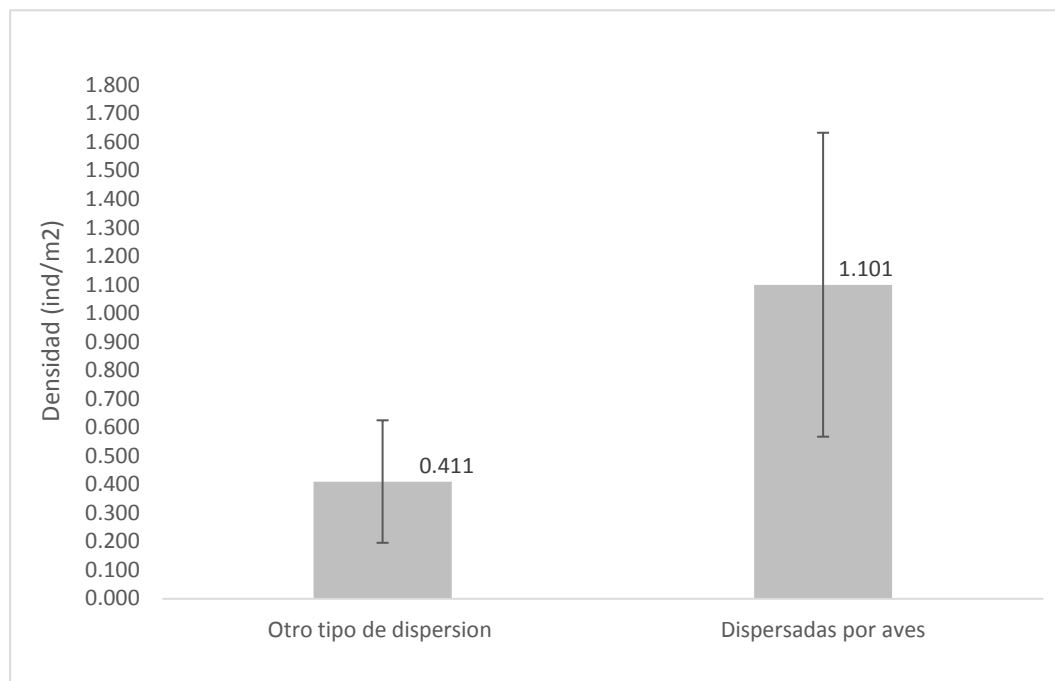


Figura 13.- Densidad promedio de plántulas establecidas bajo las copas de cada grupo de especie (las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).

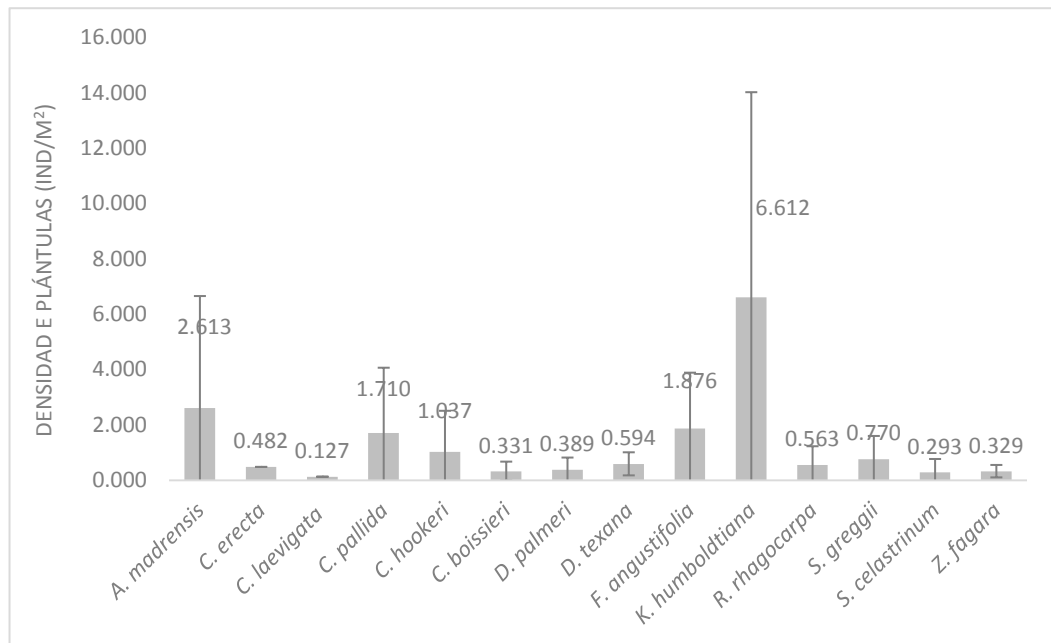


Figura 14.- Densidad promedio de plántulas establecidas bajo las copas de cada grupo de especie (las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).

Se encontraron 29 plantas de coco, bajo 12 especies, de las cuales 8 especies comparten dispersores con *Z. coco* y 4 tienen otros tipos de dispersión. No se encontraron diferencias significativas entre grupos con diferente dispersión ($U=39$, $Z= -0.94$, $P= 0.34$; Figura 15).

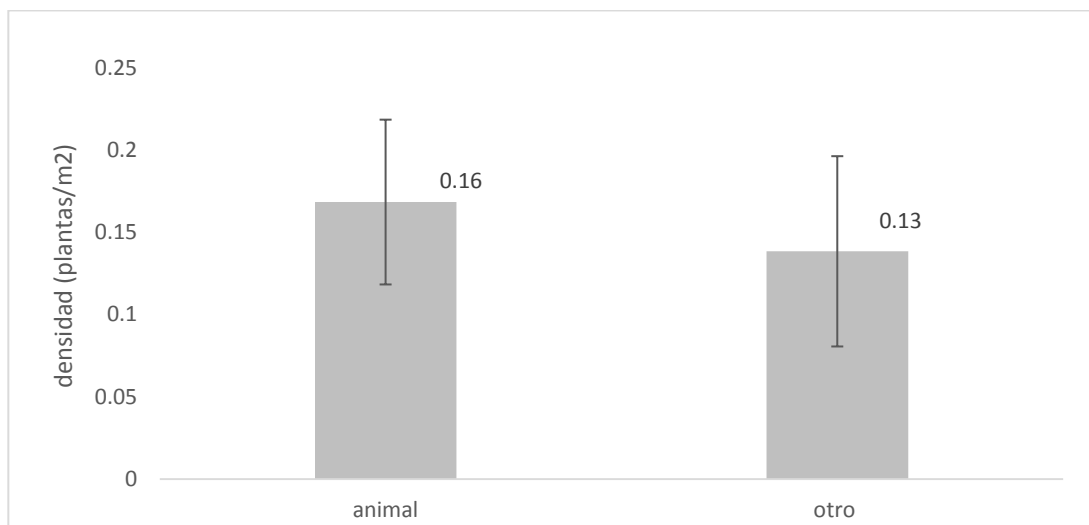


Figura 15.- Densidad de plantas que se establecieron bajo las copas de cada grupo de especies (Las barras de error representan el intervalo de confianza $\alpha=0.05$).

DISCUSIÓN

De acuerdo con la información disponible para posibles dispersores (aves frugívoras), en ambos ecosistemas, estos son más abundantes y pasan más tiempo en los bordes de los fragmentos de vegetación (Caziani, 1996; López de Casenave *et al.*, 1998; Padilla Rangel, 2013;). Por lo anterior se esperaba una mayor densidad de semillas en las parcelas ubicadas en estos sitios. Sin embargo, los resultados en ambos tipos de vegetación muestran densidades similares en el centro y borde de los remanentes. En otros tipos de vegetación como el matorral esclerófilo en España, bordes de bosque y matorral en Suiza, y otros trabajos en el bosque chaqueño en Argentina se han encontrado diferencias en densidades de semillas atribuidas al comportamiento de los dispersores (Herrera *et al.* 1994; Kollmann y Schneider, 1997; Verga *et al.*, 2018). Tanto en el matorral como en el chaco serrano la relación entre la distribución del banco de semillas con el comportamiento de los dispersores en el matorral podría no ser evidente debido a un efecto de la dispersión secundaria. Flores Guzmán (2000) analizó la tasa de remoción de semillas de diversas especies del matorral espinoso tamaulipeco y calculó que las semillas son más removidas en sitios inmersos que en los bordes y sitios aislados. Además, Recientemente se determinó que hay mayor actividad de remoción de las hormigas en menores altitudes (Del Toro y Ribbons, 2019). Por otro lado, Trucco & Caziani (2011), determinaron que la remoción de semillas en bordes en el chaco argentino árido es semejante a la que se presenta en el centro de parches, atribuyendo estos resultados a la diferencia de percepción del borde de los distintos removedores como insectos y pequeños mamíferos. La distribución de las semillas podría obedecer al comportamiento de otros dispersores más importantes, por ejemplo, roedores y lagartijas, como se ha determinado para Islas Galápagos (Heleno, *et al.*, 2013; Nogales *et al.*, 2017), pero que no han sido debidamente estudiados como dispersores en el chaco serrano y en el matorral espinoso tamaulipeco.

En este trabajo se reportan 14 especies en el banco de semillas mientras que en otros estudios para el matorral espinoso tamaulipeco se han encontrado hasta 41 especies (Castillo, 2000). En el bosque chaqueño se encontraron 7 especies en el banco de semillas, mientras que otros autores como Abdala y Araujo (2018) reportan 16 especies leñosas para el chaco y Giantomasi *et al.*, (2008) encontraron 65 especies en total. Las diferencias con otros estudios pueden ser el resultado del uso de diferentes técnicas. Los resultados obtenidos en la presente investigación corresponden a un solo período de evaluación (un solo año, y en una sola fecha) y pudieran ser atípicos, ya que se sabe que existe una gran variabilidad estacional y anual en el banco de semillas y pueden ocurrir cambios importantes de un año a otro (Kemp, 1989).

La densidad de plántulas de *Z. coco* fue similar bajo especies con diferentes tipos de dispersión, incluso se encontró muy baja densidad bajo esta misma especie. Estos resultados contrastan con los encontrados para colima en el matorral, que obtuvo mayor densidad de plántulas bajo especies de dispersión zoocora. En otros ecosistemas también se encontraron diferencias en la densidad con que se establecen especies dispersadas por vertebrados, por ejemplo, En España, encontraron que la emergencia de una especie de matorral (*P. latifolia*) fue mayor bajo especies de frutos carnosos (Herrera *et al.* 1994). Además, hay diversos estudios que reportan la influencia de los animales dispersores en especies que luego se establecen bajo nodrizas que fungen como protectoras de las altas temperaturas (Godínez & Valiente, 1998;) y de la herbívora (García *et al.* 2000; García & Obeso, 2003; Callaway *et al.*, 2000) o facilitadoras de nutrientes y agua (Godínez & Valiente, 1998; Joffre y Rambal. 1993; Peñuelas y Filella, 2003).

Se encontró una mayor densidad de plántulas de colima en el borde que en el centro de los remanentes, esto concuerda con los resultados para otras especies con dispersión animal estableciéndose con mayor densidad en el borde de fragmentos de diversos ecosistemas (Kollmann y Reiner, 1996; Kollmann y Schneider, 1999; Suárez-Esteban *et al.*, 2013). Para el matorral

espinoso tamaulipeco se reportó una mayor emergencia de plántulas de especies nativas (leguminosas) bajo el matorral denso que en el borde de fragmentos y bajo luz directa (Jurado *et al.*, 2006). Con colima factores como la escasa luz bajo el dosel cerrado podrían influir en el número de semillas que germinan en cada sitio, como ocurre con algunas semillas de zonas áridas y semiáridas (Cheib y Garcia, 2012;). Incluso después de la germinación, las condiciones como luz (Grubb *et al.* 1996; Kollmann & Reiner 1996; Valdivia y Simonetti, 2006; Matías *et al.*, 2011) y los patógenos (Wenny, 2000; Augspurger, 1984) podrían influir en que la sobrevivencia sea mayor en el borde de los fragmentos en algunos tipos de vegetación. Los resultados difieren con García (2011) quien determinó que la sobrevivencia de *Celtis pallida* (especie nativa del matorral espinoso dispersada por aves) fue mayor bajo el matorral denso, mientras que *Cordia boissieri* (especie de matorral dispersada por vertebrados) sobrevivió igual en el matorral denso y el borde, aunque su densidad si es mayor a la reportada para el área abierta, esto se relacionó a un aumento de la humedad en el año de muestreo (García, 2011). Por el contrario, las plantas de *Z. coco* no muestran diferencias en la densidad establecida en el borde y el centro de los fragmentos, siendo esta distribución consistente con los resultados de la misma especie para la distribución de semillas. Este trabajo contribuye con información acerca de la influencia de potenciales dispersores en el establecimiento las especies en áreas perturbadas, lo cual permitiría elaborar mejores planes de manejo para mantener la diversidad y estructura en las comunidades vegetales.

CONCLUSIONES

En el bosque chaqueño la distribución de las plantas de coco no parece coincidir con los sitios donde los dispersores depositarían las semillas, tampoco muestra una distribución diferente de plantas o semillas a través de los fragmentos.

La distribución de las semillas de colima en el suelo fue similar en todo el fragmento, es decir no mostró relación con el comportamiento de los posibles dispersores, por lo que el éxito en el establecimiento de colima podría estar más relacionado con factores ambientales.

Análisis acerca de las diferencias en la cantidad de luz entre los diferentes microhábitats pueden ser útiles para determinar si este factor es importante para la sobrevivencia de las plántulas, también podrían ser útiles estudios sobre humedad disponible entre microhábitats y entre años.

REFERENCIAS

- Aerts, R., November, E., Van der Borgh, I., Behailu, M., Hermy, M., & Muys, B. (2006). Effects of pioneer shrubs on the recruitment of the fleshy-fruited tree *Olea europaea* ssp. *cuspidata* in Afromontane savanna. *Applied Vegetation Science*, 9(1), 117-126.
- Akwood, M. O., Jurado, E., Leishman, M., & Westoby, M. (1993). Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. *Journal of Biogeography*, 563-571.
- Alvarado Vázquez, M. A. (2003). Análisis fenológico y algunos aspectos reproductivos en especies selectas del matorral Xerófilo del noreste de México (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo Leon).
- Archer, S., Scifres, C., Bassham, C. R., & Maggio, R. (1988). Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological monographs*, 58(2), 111-127.
- Arias Toledo, B., Colantonio, S., & Galetto, L. (2007). Knowledge and use of edible and medicinal plants in two populations from the Chaco forest, Córdoba Province, Argentina. *Journal of Ethnobiology*, 27(2), 218-232.
- Armas, C., & Pugnaire, F. I. (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93(5), 978-989.
- Arroyo, M. T. K., Cavieres, L. A., Peñaloza, A., & Arroyo-Kalin, M. A. (2003). Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 169(1), 121-129.
- Augspurger, C. K. (1984). Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65(6), 1705-1712.
- Baker, H. G. (1989). Some aspects of the natural history of seed banks. *In Ecology of soil seed banks*, (9-21). San Diego: Academic Press.

Baraza, E., & Valiente-Banuet, A. (2008). Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornscrub of Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72(10), 1973-1976.

Barnes PW, Archer S (1999) Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science*. 10:525–536

Bertness, M. D., & Yeh, S. M. (1994). Cooperative and competitive interactions in the recruitment of marsh elders. *Ecology*, 75(8), 2416-2429.

Bigwood, D. W. & Inouye, D. W. (1988). Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology* 69: 497–507.

Bucher, E. H., & Saravia Toledo, C. (2001). Restauración y manejo sustentable del Gran Chaco. Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México, 579-580.

Butler, D. W., Green, R. J., Lamb, D., McDonald, W. J. F., & Forster, P. I. (2007). Biogeography of seed-dispersal syndromes, life-forms and seed sizes among woody rain-forest plants in Australia's subtropics. *Journal of biogeography*, 34(10), 1736-1750.

Caballero, I., Olano, J. M., Luzuriaga, A. L., & Escudero, A. (2005). Spatial coherence between seasonal seed banks in a semi-arid gypsum community: density changes but structure does not. *Seed Science Research*, 15(2), 153-160.

Cabido, M. R., Giorgis, M. A., & Tourn, M. (2010). Guía para una excursión botánica en las Sierras de Córdoba.

Cabido, M., Manzur, A., Carranza, L., & González Albarracín, C. (1994). La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia*, 24, 423-460.

- Cabral, A. C., De Miguel, J. M., Rescia, A. J., Schmitz, M. F., & Pineda, F. D. (2003). Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 145-152.
- Callaway, D. S., Newman, M. E., Strogatz, S. H., & Watts, D. J. (2000). Network robustness and fragility: Percolation on random graphs. *Physical review letters*, 85(25), 5468.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.
- Callaway, R. M., DeLucia, E. H., Moore, D., Nowak, R., & Schlesinger, W. H. (1996). Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on desert vs. montane pines. *Ecology*, 77(7), 2130-2141.
- Cano-Salgado, A., Zavala-Hurtado, J. A., Orozco-Segovia, A., Valverde-Valdés, M. T., & Pérez-Rodríguez, P. (2012). Composición y abundancia del banco de semillas en una región semiárida del trópico mexicano: patrones de variación espacial y temporal. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(2), 437-446.
- Cardozo, A. C., & Ríos, O. V. (2004). El banco de semillas germinable de especies leñosas en dos bosques subandinos y su importancia para la restauración ecológica (reserva biológica Cachalú-Santander. Colombia). *Colombia forestal*, 8(17), 60-74.
- Carrillo-García, Á., La Luz, D., León, J. L., Bashan, Y., & Bethlenfalvay, G. J. (1999). Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology*, 7(4), 321-335.
- Castillo Quiroz, D. (2000). Evaluación del germoplasma en el suelo en un ecosistema con alto grado de desertificación en el noreste de México (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).

- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., & Gómez, J. M. (2002). Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration ecology*, 10(2), 297-305
- Caziani, S. M. (1996). Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiariado (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires).
- Cheib, A. L., & Garcia, Q. S. (2012). Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Seed Science Research*, 22(1), 45-53.
- Clark, D. A. (1981). Foraging patterns of black rats across a desert-montane forest gradient in the Galapagos Islands. *Biotropica*, 182-194.
- Cordeiro, N. J., & Howe, H. F. (2003). Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(24), 14052-14056
- Davidson, D. W., & Morton, S. R. (1984). Dispersal adaptations of some Acacia species in the Australian arid zone. *Ecology*, 65(4), 1038-1051.
- Dellafore, C. M. (2016). Dispersión legítima de semillas por aves en el bosque y matorral serrano de la provincia de Córdoba. *European Scientific Journal*, 12(18).
- Diamond, D. D., Riskind, D. H., & Orzell, S. L. (1987). A framework for plant community classification and conservation in Texas. *The Texas Journal of Science*.
- Ponce, A. M., Grilli, G., & Galetto, L. (2012). Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque (Valdivia)*, 33(1), 33-41.

Verga, E. G., Peluc, S. I., Landi, M., & Galetto, L. (2018). Efecto de la fragmentación del bosque sobre las fuentes potenciales de alimento para aves en Córdoba. *Ecología Austral*, 28(2), 339-352.

Voigt, F. A., Farwig, N., & Johnson, S. D. (2011). Interactions between the invasive tree *Melia azedarach* (Meliaceae) and native frugivores in South Africa. *Journal of tropical ecology*, 27(4), 355-363.

Del Toro I, Ribbons RR. (2019). Variation in ant-mediated seed dispersal along elevation gradients. *PeerJ* 7:e6686 <https://doi.org/10.7717/peerj.6686>

Deschamps, J., & Moreno, G. (1999). *Phlebopus bruchii* (Boletales): an edible fungus from Argentina with possible commercial value. *Mycotaxon*.

Díaz Vélez, M. C., Ferreras, A. E., Silva, W. R., & Galetto, L. (2017). Does avian gut passage favour seed germination of woody species of the Chaco Serrano Woodland in Argentina?. *Botany*, 95(5), 493-501.

Díaz Vélez, M.C. (2013). Evaluación de la dispersión de semillas por aves de plantas nativas en un paisaje fragmentado del bosque chaqueño de Córdoba. Ph.D. thesis, National University of Córdoba, Córdoba, Argentina.

Díaz-Villa, M. D., Marañón, T., Arroyo, J., & Garrido, B. (2003). Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 14(5), 701-709.

Drezner, T. D., Fall, P. L., & Stromberg, J. C. (2001). Plant distribution and dispersal mechanisms at the Hassayampa River Preserve, Arizona, USA. *Global Ecology and Biogeography*, 10(2), 205-217.

Everitt, J. H., Drawe, D. L., & Lonard, R. I. (2002). Trees, shrubs & cacti of South Texas. Texas Tech University Press.

Fenner, M. W. (2012). Seed ecology. Springer Science & Business Media.

Ferrandis, P., Herranz, J. M., & Martínez-Sánchez, J. J. (1999). Fire impact on a maquis soil seed bank in Cabañeros National Park (Central Spain). *Israel Journal of Plant Sciences*, 47(1), 17-26

Flores Guzmán, M. L. (2000). Remoción de semillas en fragmentos de matorral espinoso tamaulipeco, Linares, NL (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).

Flores, J. & Jurado, E. (1998) Germination and early growth traits of 14 plant species native to northern Mexico, *Southwestern Naturalist* 43, 40-46

Flores, J., & Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 911-916.

Foster, S., & Janson, C. H. (1985). The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66(3), 773-780

Franco-Pizaña, J., Fulbright, T. E., & Gardiner, D. T. (1995). Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science*, 6(1), 73-78.

Fuentes, E. R., R. D. Otálza, M. C. Alliende, A. Hoffman & A. Poiani. (1984). Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: Structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia* 62:405-411.

García, D., & Ramón Obeso, J. (2003). Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography*, 26(6), 739-750.

García, D., Zamora, R., Hódar, J. A., Gómez, J. M., & Castro, J. (2000). Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological conservation*, 95(1), 31-38.

García, J. & Jurado, E. (2003) Influence of plant cover on germination in matorral in northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 177, 11-16.

García, E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México: Instituto de Geografía-UNAM.

García, J. F. (2011). Can environmental variation affect seedling survival of plants in northeastern Mexico?. *Archives of Biological Sciences*, 63(3), 731-737.

Gentry, A.H. (1982). Patterns in neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15: 1–8.

Giantomasi, A., Tecco, P. A., Funes, G., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2008). Canopy effects of the invasive shrub *Pyracantha angustifolia* on seed bank composition, richness and density in a montane shrubland (Córdoba, Argentina). *Austral Ecology*, 33(1), 68-77.

Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Ariza Espinar, L. & Cabido, M. (2011). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 36(1), 9-43.

Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Gurvich, D. E., Tecco, P. A., Chiapella, J., Chiarini, F., & Cabido, M. (2017). Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Applied vegetation science*, 20(4), 558-571.

Godínez-Alvarez, H., & Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, 39(1), 21-31.

Godínez-Alvarez, H., Valiente-Banuet, A., & Rojas-Martínez, A. (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83(9), 2617-2629.

Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2008). Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science*, 19(2), 161-172.

González-Medrano, F. (1985, March). El límite sur de la Provincia Biótica Tamaulipeca. In Resúmenes del II Simposio Internacional sobre la Provincia Biótica Tamaulipeca (pp. 6-8).

Grillas, P., Garcia-Murillo, P., Geertz-Hansen, O., Marbá, N., Montes, C., Duarte, C. M., & Grossmann, A. (1993). Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia*, 94(1), 1-6.

Griz, L. M. S., & Machado, I. C. S. (2001). Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17(2), 303-321.

Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB (1996) Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 84:827–840

Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. Population biology of plants.

Heleno, R. H., Olesen, J. M., Nogales, M., Vargas, P., & Traveset, A. (2013). Seed dispersal networks in the Galápagos and the consequences of alien plant invasions. *Proc. R. Soc. B*, 280(1750), 20122112.

Henderson CB, Peterson KE, Redak R.A. (1988) Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *J Ecol* 76:717–728

Herrera, C. M. (1984). Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica*, 5(1), 7-34.

Herrera, C. M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., & Amat, J. A. (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological monographs*, 64(3), 315-344.

Herrera, J. M., & García, D. (2009). The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation*,

142(1), 149-158.+ Holyoak, M., Leibold, M. A., & Holt, R. D. (Eds.). (2005). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press

Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201-228.

Hulme, P. E. (1997). Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 111(1), 91-98.

Instituto De Botánica Darwinion. Página web: <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/DetalleEspecie.asp?forma=&variedad=&subespecie=&especie=coco&genero=Zanthoxylum&espcod=6046>. Consultado el 25 de enero 2019.

Jiménez, J., Alanís, E., Aguirre, O., Pando, M., González, M.A. (2009). Análisis sobre el efecto del uso del suelo en la diversidad estructural del matorral espinoso tamaulipeco. *Revista Madera y Bosques*. 15(3):5-20.

Joffre, R., & Rambal, S. (1993). How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology*, 74(2), 570-582.

Jurado, E., Estrada, E. Moles A. (2001). Characterizing plant attributes with particular emphasis on seeds in Tamaulipan thornscrub in semi-arid Mexico. *Journal of Arid Environments*, 48(3), 309-321.

Jurado, E., & Reid, N. (1989). Influencia de factores edáficos, topográficos y perturbaciones sobre el matorral espinoso tamaulipeco en Linares NL (Reporte Científico No. 10). FCF-UANL, 10, 4-18.

Jurado, E., Aguirre, O., Flores, J., Navar, J., Jiménez, J., Villalón, H. & Wester, D. (2000) Germination in Tamaulipan thornscrub of northeastern México. *Journal of Arid Environments*, 46, 413-424.

- Jurado, E., Flores, J., Navar, J. & Jiménez, J. (1998) Seedling establishment under native tamaulipan thornscrub and *Leucaena leucocephala* plantation. *Forest Ecology and Management*, 105, 151-157.
- Jurado, E., García, J. F., Flores, J., & Estrada, E. (2006). Leguminous seedling establishment in Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 221(1), 133-139.
- Jurado, E., Westoby, M., Stafford-Smith, M.D. & Nelson, D. (1997). Seed and life history attributes in relation to a position in an erosion gradient in arid Australia. Reporte Científico. Facultad de Ciencias Forestales Universidad Autónoma de Nuevo Leon, 33: 1–30.
- Kemp, P.R. (1989). Seed bank and vegetation processes in deserts. In: Leck, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L.(eds.) *Ecology of soil seed banks*, pp. 257-281. Academic Press. San Diego, CA
- Kirika, J. M., Farwig, N., & Böhning-gaese, Katrin. (2008). Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded Afrotropical tree. *Conservation Biology*, 22(2), 318-328.
- Kollmann, J., & Reiner, S. A. (1996). Light demands of shrub seedlings and their establishment within scrublands. *Flora*, 191(2), 191-200.
- Kollmann, J., & Schneider, B. (1999). Landscape structure and diversity of fleshy-fruited species at forest edges. *Plant Ecology*, 144(1), 37-48.
- Leck, M. A. (Ed.). (2012). *Ecology of soil seed banks*. Elsevier.
- Leck, M.A., Parker V.T. y Simpson R.L. (1989). *Ecology of soil seed bank*. San Diego: Academic Press.
- Liao, J. D., Boutton, T. W., & Jastrow, J. D. (2006). Organic matter turnover in soil physical fractions following woody plant invasion of grassland: evidence from natural ^{13}C and ^{15}N . *Soil Biology and Biochemistry*, 38(11), 3197-3210.

López de Casenave, J., Pelotto, J. P., Caziani, S. M., Mermoz, M. y Protomastro J. (1998). Responses of avian assemblages to a natural edge in a chaco semiarid forest in Argentina. *The Auk*. 115(2): 435-435.

Luti, R. (1979). Vegetación. Geografía Física de la provincia de Córdoba, 1-464.

Marañón T.; Camarero J. J.; Castro J.; Díaz M.; Espelta J. M.; Hampe A.; Jornado P.; Valladares F.; Verdú M. y Zamora R. (2004). Heterogenidad ambiental y nicho de regeneración. In: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Valladares F. (ed.). Ministerio de Ambiente EGRAF, Madrid: 69- 99.

Marone, L., Cueto, V. R., Milesi, F. A., & Casenave, J. L. D. (2004). Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany*, 82(12), 1809-1816.

Marquez, S., Funes, G., Cabido, M., & Pucheta, E. (2002). Efectos del pastoreo sobre el banco de semillas germinable y la vegetación establecida en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista chilena de historia natural*, 75(2), 327-337.

Martinez Ramos, M. (1994). Estudios y perspectivas sobre ecología vegetal en México. Sociedad Botanica de México (México).

Matías, L., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., & Castro, J. (2011). Effects of resource availability on plant recruitment at the community level in a Mediterranean mountain ecosystem. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 13(4), 277-285.

McAuliffe, J. R. (1986). Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology*, 67(1), 276-280.

- Medina, M. E., Grill, S. C., & López, M. L. (2008). Palinología arqueológica: su implicancia en el estudio del prehispánico tardío de las Sierras de Córdoba (Argentina). *Intersecciones en antropología*, (9), 99-112.
- Meissner, R. A., & Facelli, J. M. (1999). Effects of sheep exclusion on the soil seed bank and annual vegetation in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments*, 42(2), 117-128.
- Moles, A. T., Ackerly, D. D., Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Smith, R., Leishman, M. R., & Westoby, M. (2007). Global patterns in seed size. *Global ecology and biogeography*, 16(1), 109-116.
- Molina-Guerra, V. M., Pando-Moreno, M., Alanís-Rodríguez, E., Canizales-Velázquez, P. A., González Rodríguez, H., & Jiménez-Pérez, J. (2013). Composición y diversidad vegetal de dos sistemas de pastoreo en el matorral espinoso tamaulipeco del Noreste de México. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 4(3), 361-371.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Condit, R., & Hubbell, S. P. (2008). Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 96(4), 653-667.
- Nobel, P. S. (1980). Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea gigantea*. *Botanical Gazette*, 141(2), 188-191.
- Nogales, M., González-Castro, A., Rumeu, B., Traveset, A., Vargas, P., Jaramillo, P. & Heleno, R. H. (2017). Contribution by vertebrates to seed dispersal effectiveness in the Galápagos Islands: a community-wide approach. *Ecology*, 98(8), 2049-2058.
- Nouhra, E., Urcelay, C., Becerra, A., & Domínguez, L. (2008). Mycorrhizal status of *Phlebopus bruchii* (Boletaceae): Does it form ectomycorrhizas with *Fagara coco* (Rutaceae)?. *Symbiosis (Rehovot)*, 46(3), 113.

- Oggero, A. J. (2016). Comparative morphology and anatomy of the leaf and stem of species of *Zanthoxylum* (Rutaceae) from central Argentina. *Polibotánica*, (42), 121-136.
- Ooi, M. K. (2012). Seed bank persistence and climate change. *Seed Science Research*, 22(S1), S53-S60.
- Ortiz-Pulido, R., Laborde, J., & Guevara, S. (2000). Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica*, 32(3), 473-488.
- Padilla Rangel, H. (2013). Efecto de la vegetación sobre la avifauna de una porción de matorral espinoso tamaulipeco, en el municipio de Linares, NL (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).
- Pake, C. E., & Venable, D. L. (1996). Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*, 77(5), 1427-1435.
- Pando-Moreno, M., Jurado, E., Castillo, D., Flores, J., & Estrada, E. (2010). Physical crust does not affect soil seed bank. *Arid land research and management*, 24(3), 263-266.
- Pejchar, L., Pringle, R. M., Ranganathan, J., Zook, J. R., Duran, G., Oviedo, F., & Daily, G. C. (2008). Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica. *Biological Conservation*, 141(2), 536-544.
- Peñuelas, J., & Filella, I. (2003). Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a Mediterranean forest of NE Spain. *Environmental and Experimental Botany*, 49(3), 201-208.
- Pillatt, N., Pillatt, N., Franco, E. T. H., & Coelho, G. C. (2010). Dry artificial perches and the seed rain in a subtropical riparian forest. *Revista Brasileira de Biociências*, 8(3).

Prado, D.E., 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America. I. A review. *Candollea* 48, 145–172.

Puga-Jiménez, A. L., Andrés-Hernández, A. R., Carrillo-Ruiz, H., Espinosa, D., & Rivas-Arancibia, S. P. (2013). Patrones de distribución del género *Zanthoxylum* L.(Rutaceae) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(4), 1179-1188).

Pugnaire, F. I., Armas, C., & Valladares, F. (2004). Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, 15(1), 85-92.

Reid, N., J. Marroquín and M. P. Beyer. (1990). Utilization of shrubs and trees for browse, fuelwood and timber in the Tamaulipan thornscrub, northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management* 36:61-79.

Reiné Viñales, R.J., (2002). Composición del banco de semillas del suelo en prados pirenaicos y alpinos. Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. 258 pp.

Restrepo, C. y Gómez, Natalia. (1998). Responses of understory birds to anthropogenic edges in a neotropical montane forest. *Ecological applications*. 8(1), pp: 170-183.

Roberts, H. A. (1981). Seed banks in soils. National Vegetable Research Station Wellesbourne, Warwick, UK.

Sánchez-Velásquez, L. R., Quintero-Gradilla, S., Aragón-Cruz, F., & Pineda-López, M. R. (2004). Nurses for *Brosimum alicastrum* reintroduction in secondary tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 198(1), 401-404.

Silva, S. I., Bozinovic, F., & Jaksic, F. M. (2005). Frugivory and seed dispersal by foxes in relation to mammalian prey abundance in a semiarid thornscrub. *Austral Ecology*, 30(7), 739-746.

Simpson, R.L., M.A. Leek y V.T. Parker. (1989). Seed banks: General concepts and Methodological issues. En: Leek, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L. (Eds.) *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 3-8. San Diego Academic Press.

Sistema de Información de Biodiversidad de Argentina. Página web: <https://sib.gob.ar/#/>. Consultado el 25 de enero del 2019.

Sternberg, M., Yu, S. L., & Bar, P. (2004). Soil seed banks, habitat heterogeneity, and regeneration strategies in a Mediterranean coastal sand dune. *Israel Journal of Plant Sciences*, 52(3), 213-221.

Strelke, W. K., & Dickson, J. G. (1980). Effect of forest clear-cut edge on breeding birds in east Texas. *The Journal of Wildlife Management*, 559-567.

Suárez-Esteban, A., Delibes, M., & Fedriani, J. M. (2013). Unpaved road verges as hotspots of fleshy-fruited shrub recruitment and establishment. *Biological Conservation*, 167, 50-56.

Teketay, D., & Granström, A. (1995). Soil seed banks in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Journal of Vegetation Science*, 6(6), 777-786.

Tewksbury, J. J., Nabhan, G. P., Norman, D., Suzán, H., Tuxill, J., & Donovan, J. (1999). In situ conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conservation Biology*, 13(1), 98-107.

Thompson, D. & Grime J.P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.

Titus, J. H., Nowak, R. S., & Smith, S. D. (2002). Soil resource heterogeneity in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments*, 52(3), 269-292.

Toledo, B. A., & Trillo, C. (2018). Practices and spaces by gender: landscapes and rural tasks of livestock producers of the Sierras Chicas from Córdoba, Argentina. *Ethnobiology and Conservation*, 7.

- Traba, J., C. Levassor y B. Peco. (1998). Concentrating samples can lead to seed losses in soil bank estimations. *Ecology* 12: 975 - 982. British Ecological Society.
- Trucco, C. E., & Caziani, S. M. (2011). Remoción de semillas en un borde inducido por un incendio forestal en el Chaco semiárido argentino. *Revista Ecosistemas*, 17(1).
- Valbuena, L., & Trabaud, L. (2001). Contribution of the soil seed bank to post-fire recovery of a heathland. *Plant Ecology*, 152(2), 175-183.
- Valiente-Banuet, A., & Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *The Journal of Ecology*, 961-971.
- Verdú, M., & García-Fayos, P. (2003). Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science*, 14(1), 35-42.
- Verga, E. G., Peluc, S. I., Landi, M., & Galetto, L. (2018). Efecto de la fragmentación del bosque sobre las fuentes potenciales de alimento para aves en Córdoba. *Ecología Austral*, 28(2), 339-352.
- Von Maydel, H. J. (1996). Appraisal of practices to manage woody plants in semiarid environment. In: Bruns, S. J., O. Luukonen and P. Woods (eds.). Dry land forestry research. International Foundation for Science. Stockholm, Sweden. pp. 47-64
- Watson I. W., M. Westoby and Holm A. Mc R. (1997). Demography of two shrub species from an arid grazed ecosystem in Western Australia 1983-93. *Journal of Ecology* 85: 815- 832
- Wenny, D. G. (2000). Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, 70(2), 331-351.

Werner, P. A., & Harbeck, A. L. (1982). The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields. *American Midland Naturalist*, 124-132.

Wheelwright, N. T., W. A. Haber, K. G. Murray, y C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173–192.

Whitcomb, R. F., Robbins, C. S., Lynch, J. F., Whitcomb, B. L., Klimkiewicz, M. K., & Bystrak, D. (1981). Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest.

Wunderle Jr, J. M. (1997). The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99(1-2), 223-235.

Yang, L., Liu, N., Ren, H., & Wang, J. (2009). Facilitation by two exotic *Acacia*: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest ecology and management*, 257(8), 1786-1793.

Zak M, M Cabido, JG Hodgson. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120: 589–598.

Zak, M. R., & Cabido, M. (2002). Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: integration of remote sensing and phytosociology. *Applied Vegetation Science*, 5(2), 213-226.

Zeballos, S. R., Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Cabido, M., Whitworth-Hulse, J. I., & Gurvich, D. E. (2014). Do alien and native tree species from Central Argentina differ in their water transport strategy?. *Austral Ecology*, 39(8), 984-991.

Zeballos, S. R., Tecco, P. A., Cabido, M., & Gurvich, D. E. (2014). Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en montañas del centro de

Argentina: su relación con factores ambientales locales. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1673-1681.

Zou, C. B., Barnes, P. W., Archer, S., & McMurtry, C. R. (2005). Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree–shrub clusters. *Oecologia*, 145(1), 32-40.